植 物 分 类 学 报 45 (2): 191–206(2007)
Acta Phytotaxonomica Sinica
doi:10.1360/aps06015
http://www.plantsystematics.com

五味子科比较木材解剖及其系统学意义

[1,2]杨志荣 [1]林 祁*
[1](中国科学院植物研究所系统与进化植物学研究中心 北京 100093)
[2](中国科学院研究生院 北京 100049)

Comparative wood anatomy of Schisandraceae and its systematic significance

[1,2]YANG Zhi-Rong [1]LIN Qi*
[1](*State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, China)
[2](*Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract The wood anatomy of 21 collections of 7 species within *Kadsura* Kaempf. ex Juss. and 14 collections of 8 species of *Schisandra* Michx., representing a large proportion of two genera in Schisandraceae, was investigated using light microscopy and scanning electron microscopy. Several features in the secondary xylem, such as types of vessel elements, arrangement of vessel-ray pitting, types of ray and shape of the body ray cells, show consistent characteristics at the family level, which support the view that Schisandraceae represents a monophyletic group. The antiquity of Schisandraceae is supported by the presence of single vessel, scalariform perforation plates with many bars, scalariform vessel pitting and heterogeneous rays. A few apomorphic character states, such as simple perforation plates, helical thickenings in secondary walls of vessels and septate fibers, can be found in Schisandraceae, which make this family a mosaic with both plesiomorphic and apomorphic character states. A UPGMA analysis shows that species of *Kadsura* and *Schisandra* overlap in a dendrogram, which is congruent with the results from molecular data and indicates that the two genera are closely related, perhaps originating from the same ancestor. The wood anatomy evidence also confirms a close relationship between Schisandraceae and Illiciaceae, and does not support separation of Schisandraceae from Illiciales as Schisandrales.
Key words Illiciales, Schisandraceae, Illiciaceae, *Schisandra*, *Kadsura*, vessel, UPGMA.

摘要 在光学显微镜和扫描电镜下观察了南五味子属*Kadsura* 7种21个样品和五味子属*Schisandra* 8种14个样品的木材解剖特征，结果表明次生木质部的导管分子类型、导管-射线间纹孔的排列方式、射线类型、射线细胞形状等性状在科的水平上很稳定，这些共同特征都支持五味子科Schisandraceae是比较自然的类群。在五味子科中发现木材导管单生、具梯状穿孔板、导管壁具梯形排列的纹孔以及木射线异型等原始性状，支持五味子科在被子植物中的原始地位。此外，该科木材还具有单穿孔板导管、导管次生壁具螺纹加厚、具分隔纤维等较为特化的性状状态，这种性状进化水平的异等级现象，使五味子科表现出不同进化水平性状的镶嵌组合。根据木材解剖性状对五味子科进行UPGMA聚类分析，所得结果显示南五味子属和五味子属在木材解剖特征方面有一定的交叉和重叠，这与分子系统学的结论一致，表明这两个属关系密切，可能起源于共同的祖先。通过比较五味子科与八角科Illiciaceae的木材解剖特

2006-01-26 收稿, 2006-09-02 收修改稿。
基金项目：国家自然科学基金(30270103)；中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-SW-108) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30270103) and the Knowledge Innovation Projects of the Chinese Academy of Sciences, Grant No. KSCX2-SW-108)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: linqi@ibcas.ac.cn)。

征，进一步证明两个科的亲缘关系很近，不支持将五味子科从八角目Illiciales中独立出来成立五味子目Schisandrales的观点。
关键词 八角目；五味子科；八角科；五味子属；南五味子属；导管；UPGMA

五味子科Schisandraceae与八角科Illiciaceae同属于八角目Illiciales(胡先骕，1950; Cronquist, 1981)。该科因其花各部数目多而不定、螺旋状排列等特征，被确认为原始多心皮类的一员，同时，因它具有一些特化性状，如具3沟或异极6沟型花粉、花单性等，常被视为木兰亚纲Magnoliidae中进化水平较高的类群。近年来，分子系统学的研究结果认为五味子科是被子植物最基部的分支之一(Qiu et al., 1999; APG II, 2003; Leitch & Hanson, 2002)。这使得该科成为解决原始被子植物起源与演化问题的重要类群而备受关注。五味子科含南五味子属*Kadsura* Kaempf. ex Juss.和五味子属*Schisandra* Michx.，其中南五味子属含2亚属(离蕊南五味子亚属subgen. *Cosbaea* (Lem.) Law和南五味子亚属subgen. *Kadsura*) 2组(南五味子组sect. *Kadsura*和南洋南五味子组sect. *Sarcocarpon* (Bl.) A. C. Smith) 11种(林祁, 2002)，呈东亚、东南亚亚热带和热带分布(Saunders, 1998)；五味子属含2亚属(五味子亚属subgen. *Schisandra*和团蕊五味子亚属subgen. *Sphaerostema* (Bl.) Law) 4组(多蕊五味子组sect. *Pleiostema* A. C. Smith、少蕊五味子组sect. *Maximowiczia* (Ruprecht) T. Nakai、中华五味子组sect. *Sinoschisandra* (Y. W. Law) Q. Lin & Z. R. Yang和五味子组sect. *Schisandra*) 10种(林祁, 2000；林祁，杨志荣, 2007)，呈东亚-北美间断分布，东亚是其分布中心。传统观点认为，南五味子属以雌花的花托在果期不伸长，形成球状聚合果而区别于雌花的花托在果期伸长，形成穗状聚合果的五味子属。

鉴于五味子科在植物系统中特殊的地位，其形态解剖学特征激发诸多学者的研究兴趣，而木材解剖学特征能为揭示系统演化关系提供很好的证据(Fritsch, 1903)，因此，Garratt (1933)、McLaughlin (1933)、Bailey & Nast (1948)、Canright (1955)、Jalan (1968)、Soh & Park (1985)、Metcalfe (1987)和Carlquist (1999)对该科木材解剖特征做了研究。由于五味子科植物为木质藤本，其木材结构有较宽的变异范围，只有通过收集和解剖观察大量的材料才能确定木材解剖特征的演化趋势和系统学意义，而前人的研究局限于该科的少数常见种，其系统性和完整性不够，并且对木材解剖特征的描述大部分是基于幼茎，性状缺乏稳定性，因此，有必要进行补充研究。

本文是在前人研究工作的基础上，广泛选取有代表性的不同居群材料进行木材解剖学研究，以寻求有分类学意义的木材解剖性状，为进一步探讨五味子科植物系统学关系提供资料。

1 材料和方法

本文采用的木材材料的种类占五味子科总种数的70%以上，均为成熟木材，干制标本，详见表1。对每种植物尽量在不同分布区取样；对一些分类学上有争议的种，尽可能选取各个异名不同产地的样品进行观察。

表1　材料来源

Table 1　Source of materials

分类群 Taxon	产地 Provenance	凭证标本 Voucher
离蕊南五味子亚属 Subgen. *Cosbaea* (Lem.) Law		
黑老虎	广西金秀 Jinxiu, Guangxi, China	龙光日 (G. R. Long) 840262 (IBSC)
Kadsura coccinea (Lem.) A. C. Smith	广东龙门 Longmen, Guangdong, China	黄淑美 (S. M. Hwang) 190913 (IBSC)
	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan, China	刘忠 (Z. Liu) 12 (PE)
	湖南桑植 Sangzhi, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) s.n. (PE)
	湖南长沙 Changsha, Hunan, China	林祁，文礼湘 (Q. Lin & L. X. Wen) 239 (PE)
南五味子亚属 Subgen. *Kadsura*		
南五味子组 **Sect. *Kadsura***		
异形南五味子	海南三亚 Sanya, Hainan, China	黄志 (C. Wang) 34536 (IBSC)
K. heteroclita (Roxb.) Craib	广东惠东 Huidong, Guangdong, China	陈邦余，张桂才 (P. Y. Chen & G. C. Zhang) 645 (IBSC)
	湖南南岳 Nanyue, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) 953 (PE)
	贵州荔波 Libo, Guizhou, China	林祁，段林东 (Q. Lin & L. D. Duan) 1026 (PE)
毛南五味子 *K. induta* A. C. Smith	贵州荔波 Libo, Guizhou, China	林祁，段林东 (Q. Lin & L. D. Duan) 1008 (PE)
南五味子	广西那坡 Napo, Guangxi, China	文香英 (X. Y. Wen) s.n. (PE)
K. japonica (L.) Dunal	四川峨眉 Emei, Sichuan, China	杨光辉 (G. H. Yang) 57127 (PE)
	湖南南岳 Nanyue, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) 954 (PE)
	福建武夷山 Wuyishan, Fujian, China	林祁 (Q. Lin) 27 (PE)
南洋南五味子组 **Sect. *Sarcocarpon* (Bl.) A. C. Smith**		
大叶南五味子	Central Sulawesi, Indonesia	E. F. de Vogel 5501 (L)
K. marmorata (E. G. Henderson & A. Henderson) A. C. Smith	Sarawak, Sungai Murum, Malaysia	Lai et al. 68573 (K)
南洋南五味子 *K. scandens* (Bl.) Bl.	Tjibeureum, Java, Indonesia	Arsin 19563 (L)
柄果南五味子	Pang-nga, Kao Banjto, Thailand	A. F. G. Kerr 17188 (K)
K. verrucosa (Gagnep.) A. C. Smith	Mt. Sago, Sumatra, Indonesia	W. Meijer 7311 (L)
	Sibolangit, Sumatra, Indonesia	J. A. Lörzing 4800 (L)
	Timur, Kalimantan, Indonesia	R. Geesink 9001 (PE)
五味子亚属 Subgen. *Schisandra*		
多蕊五味子组 Sect. *Pleiostema* A. C. Smith		
大花五味子	重庆南川 Nanchuan, Chongqing, China	林祁 (Q. Lin) 983 (PE)
S. grandiflora (Wall.) Hook. f. & Thoms.	重庆南川 Nanchuan, Chongqing, China	刘忠 (Z. Liu) 83 (PE)
	四川峨眉 Emei, Sichuan, China	杜大华 (T. H. Tu) 302 (PE)
少蕊五味子组 **Sect. *Maximowiczia* (Ruprecht) T. Nakai**		
五味子 *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.	北京延庆 Yanqing, Beijing, China	林祁 (Q. Lin) 991 (PE)
中华五味子组 **Sect. *Sinoschisandra* (Law) Q. Lin & Z. R. Yang**		
东亚五味子	湖南新宁 Xinning, Hunan, China	刘忠 (Z. Liu) 48 (PE)
S. elongata (Bl.) Baillon	湖南南岳 Nanyue, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) 975 (PE)
	湖南南岳 Nanyue, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) 955 (PE)
翼梗五味子	湖南南岳 Nanyue, Hunan, China	林祁 (Q. Lin) 956 (PE)
S. henryi Clarke	云南屏边 Pingbian, Yunnan, China	毛品一 (P. I Mao) 3408 (PE)
毛叶五味子 *S. pubescens* Hemsl. & Wils.	重庆南川 Nanchuan, Chongqing, China	林祁 (Q. Lin) 984 (PE)

表1 (续) **Table 1** (continued)

分类群 Taxon	产地 Provenance	凭证标本 Voucher
五味子组 **Subgen. *Schisandara***		
二色五味子 *S. repanda* (Sieb. & Zucc.) Radlk.	江西安远 Anyuan, Jiangxi, China 湖南江华 Jianghua, Hunan, China	胡启明 (C. M. Hu) 2786 IBSC) 祁承经 (C. J. Qi) 6289 (CSFI)
团蕊五味子亚属 **Subgen. *Sphaerostema* (Bl.) Law**		
重瓣五味子 *S. plena* A. C. Smith	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan, China	刘忠 (Z. Liu) 53 (PE)
铁箍散 *S. propinqua* (Wall.) Baill.	贵州荔波 Libo, Guizhou, China	林祁，段林东 (Q. Lin & L. D. Duan) 1016 (PE)

根据林金星(1993)的方法，将材料切成约1.0×1.0×1.0 cm^3的小块，置于10%的乙二胺($H_2NCH_2CH_2NH_2$)水溶液中浸泡，放在60 °C温箱内2–3 d；取出材料用蒸馏水冲洗干净，用50%聚乙二醇4000(Polyethylene glycol 4000)水溶液将材料包埋12 h，再换入100%聚乙二醇溶液内，并保存在60 °C温箱内24 h，以保证浸透完全。通过滑走切片机切取横向、径向和切向3种切面，切片厚度15–20 μm，番红溶液染色，加拿大树胶封片。次生木质部各组成分子的离析用Jeffrey离析法(10%铬酸∶10%硝酸=1∶1)。导管分子及管胞的长度、直径均在显微镜下随机目测25个，求平均值。

本文术语采用国际植物木材解剖学家协会制订的木材解剖学名词汇编(IAWA, 1989)，对各数量特征的描述和计算依据Carlquist (2001b)的标准，木材射线按Kribs (1935)的标准划分。

运用MVSP(Multi-Variate Statistical Package) 3.1中的聚类分析法对五味子科及科下的南五味子属和五味子属木材解剖特征数据进行UPGMA聚类分析。

本文中种的概念依据林祁(2000, 2002)的观点。

2 观察结果

五味子科木材解剖特征如表2所示，观察结果如下。

2.1 生长轮

五味子科大多数种的木材具有生长轮，但生长轮的明显程度不同，有的种生长轮不是很明显，如重瓣五味子和铁箍散(图5)，有些则很明显，如黑老虎(图1)、异形南五味子、毛南五味子、南五味子(图2)、五味子(图4)、东亚五味子、大花五味子、翼梗五味子、毛叶五味子和二色五味子(图6)，但南五味子属南洋南五味子组的3个种——大叶南五味子(图3)、南洋南五味子和柄果南五味子几乎观察不到生长轮的痕迹，这些种早材和晚材的导管直径无大的差异。

2.2 管分子

在南五味子属中，大多数种为环孔材，仅南洋南五味子组的种类为散孔材。在五味子属中，所有种均为环孔材。

2.2.1 导管的排列 在五味子科中导管呈随机排列比较普遍，只是在个别种，如毛南五味子、重瓣五味子和铁箍散有近似径向排列的导管。

表2 五味子科木材解剖特征

Table 2 Wood anatomic features of Schisandraceae

种 Species	导管 Vessel								管胞 Tracheid				射线 Ray					
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
Schisandra chinensis	403.1	63.5	6.9	183.7	+	–	–	1–3	443.8	16.7	1.10	+	1–3	484.4	40.0	+	–	2–3
S. elongata	361.3	100.0	5.7	79.7	–	+	+	1–2	563.8	22.9	1.56	–	1–4	640.6	16.7	+	–	≤2
S. grandiflora	465.0	60.5	7.3	120.3	–	+	+	1–2	630.5	21.2	1.36	–	1–4	781.3	30.0	+	–	≤2
S. henryi	357.8	70.5	6.2	138.2	–	–	–	1–2	525.0	15.8	1.45	–	1–4	1093.8	13.3	+	–	≥3
S. plena	501.7	57.0	5.0	99.1	+	+	+	1–3	554.7	34.0	1.11	+	1–3	859.4	72.2	–	–	≥3
S. propinqua	525.0	75.5	5.7	78.0	+	+	+	1–3	671.9	32.5	1.28	+	1–3	1093.8	33.3	–	–	≤2
S. pubensens	481.9	66.7	13.9	107.3	–	+	+	1–3	509.4	9.1	1.06	–	1–4	625.0	26.7	+	–	≤2
S. repanda	520.6	114.0	4.4	47.1	–	+	+	1–2	710.2	14.6	1.36	+	1–5	843.0	65.2	+	+	≤2
Kadsura coccinea	557.5	104.5	8.2	74.8	–	+	+	2–3	715.0	14.5	1.28	+	1–3	834.8	45.4	+	+	2–3
K. heteroclita	499.3	86.5	9.1	79.7	–	+	+	1–2	644.9	12.2	1.29	–	1–3	703.1	31.3	+	+	2–3
K. induta	360.6	80.0	10.1	136.3	–	+	+	1–2	628.8	9.9	1.74	+	1–3	1320.6	62.5	+	+	≤2
K. japonica	478.6	92.5	6.6	160.0	+	+	+	1–2	548.1	19.1	1.15	+	1–4	1311.0	63.2	+	+	≥3
K. marmorata	754.7	150.5	6.8	21.1	+	–	–	1–3	996.9	18.0	1.32	–	1–5	991.3	46.7	–	+	≤2
K. scandens	554.7	130.5	4.5	34.1	+	–	–	1–3	734.4	16.3	1.32	+	1–5	1020.2	40.0	–	+	≥3
K. verrucosa	627.7	121.0	4.5	42.3	–	–	–	1–3	967.2	31.6	1.54	–	1–5	1250.0	30.0	–	+	2–3

A, 导管分子平均长度(μm); B, 导管分子平均直径(μm); C, 导管分子长宽比; D, 导管密度(per mm^2); E, 导管分子螺纹加厚; F, 导管二态; G, 纤维导管; H, 傍管薄壁组织; I, 管胞分子平均长度(μm); J, 管胞分子平均直径(μm); K, 管胞分子平均长度/导管平均长度; L, 分隔纤维; M, 射线宽度(细胞数); N, 射线平均高度(μm); O, 单列射线比例; P, 并合射线; Q, 鞘细胞; R, 射线密度(per mm^2)。+, 有; –, 无。

A, mean length of vessel elements (μm); B, mean diameter of vessel elements (μm); C, length/width; D, density of vessels (per mm^2); E, helical thickenings in vessel elements; F, dimorphism of vessel; G, fibriform vessels; H, paratracheal parenchyma; I, mean length of tracheids (μm); J, mean diameter of tracheids (μm); K, ratio between mean tracheid length and mean vessel element length; L, septate fiber; M, ray width (number of cells); N, mean height ray (μm); O, percentage of uniseriate; P, interconnected rays; Q, sheath cells; R, density of rays (per mm^2). +, presence; –, obsence.

2.2.2 导管群 五味子科木材导管均为单生, 且导管轮廓为圆形或椭圆形。Carlquist (1985)认为藤本植物的导管壁一般都较厚, 在茎较宽的地方尤其如此。五味子科植物都为藤本, 其导管壁厚度多在2–3 μm, 比管胞的壁(4–6 μm)略薄, 并且导管壁的厚度在科内比较稳定, 这在光镜下能十分清楚地看到。

2.2.3 穿孔板 五味子科成熟木材的导管分子具梯形穿孔板和单穿孔板两种, 且以单穿孔板居多(图26, 27), 两者呈混合散生分布。南五味子属导管的梯状穿孔板具1–7个横隔; 五味子属导管的梯状穿孔板有2–40个横隔, 梯纹非常明显(图28, 29)。在单穿孔板中偶尔可见1–3个横隔残留。此外, 五味子科穿孔板内存在多孔的纹孔膜残迹(图24), 这是相当重要的系统发育特征(Carlquist, 2001a)。

2.2.4 导管长、直径和导管密度 在五味子科中, 根据IAWA Committee (1937)划分导管长度的标准, 绝大多数五味子科植物的导管长度介于350–800 μm之间, 属于中等长度的导管, 导管两端通常有尾。根据IAWA Committee (1939)划分导管直径的标准, 黑老虎、异形南五味子、毛南五味子、南五味子、五味子、东亚五味子、大花五味子、翼梗五味子、重瓣五味子、铁箍散和毛叶五味子的导管直径介于50–100 μm之间, 属于较窄的导管; 黑老虎、大叶南五味子、南洋南五味子、柄果南五味子和二色五味子的导管直径介于100–200 μm之间, 为中等直径的导管。相应的, 导管直径较大的种, 其导管密度会偏小, 所以南五味子属大多数种的导管密度较小, 平均78个导管/mm^2, 导管平均长547.6 μm; 五味子属大多数种的导管密度较大, 平均107个导管/mm^2, 导管平均长451.5 μm。本文还

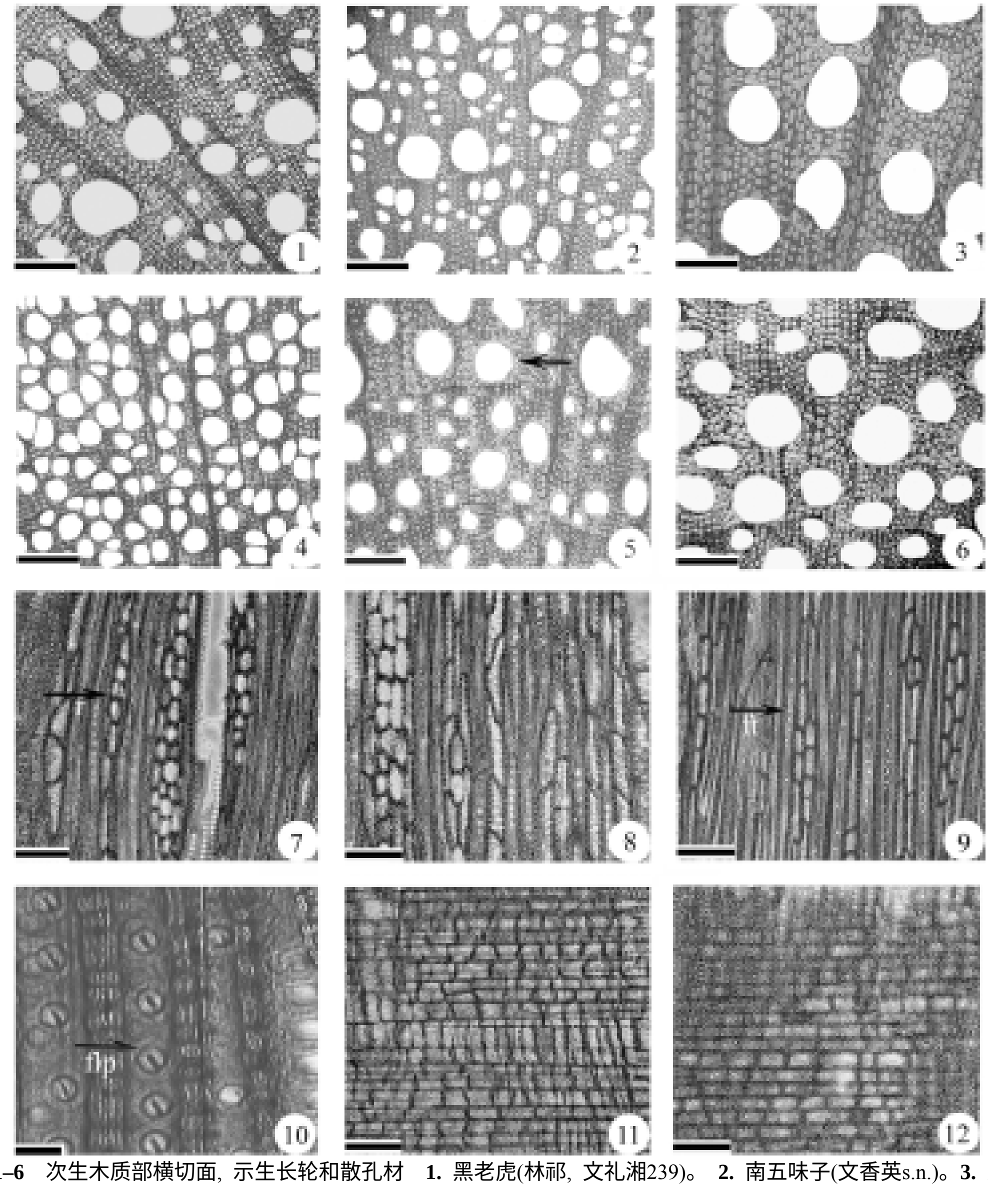


图**1–6** 次生木质部横切面，示生长轮和散孔材 **1.** 黑老虎(林祁，文礼湘239)。 **2.** 南五味子(文香英s.n.)。**3.** 大叶南五味子(E. F. de Vogel 5501)。**4.** 五味子(林祁991)。**5.** 铁箍散(林祁，段林东1016)，箭示导管(v)。**6.** 二色五味子(胡启明2786)。 图**7–9** 次生木质部弦切面，示多列射线和单列射线。**7.** 黑老虎(龙光日840262)，箭示射线(r)。**8.** 南洋南五味子(Arsin 19563)。**9.** 翼梗五味子(林祁956)，箭示纤维管胞(ft)。 图**10** 重瓣五味子(刘忠53)，箭示内含纹孔(flp)。 图**11，12** 次生木质部径切面。**11.** 毛南五味子(林祁，段林东1008)，示单列射线。**12.** 翼梗五味子(林祁956)，示多列射线。

标尺: 1–9, 11, 12, 100 μm; 10, 10 μm。

Figs. 1–6. Transverse section of secondary xylem, showing the growth ring and diffuse porosity. **1.** *Kadsura coccinea* (*Q. Lin & L. X. Wen 239*). **2.** *K. japonica* (*X. Y. Wen s.n.*). **3.** *K. marmorata* (*E. F. de Vogel 5501*). **4.** *Schisandra chinensis* (*Q. Lin 991*). **5.** *S. propinqua* (*Q. Lin & L. D. Duan 1016*). The arrow shows vessels (v). **6.** *S. repanda* (*C. M. Hu 2786*). **Figs. 7–9.** Tangential section of secondary xylem, showing multiseriate and uniseriate rays. **7.** *Kadsura coccinea* (*G. R. Long 840262*). The arrow shows rays (r). **8.** *K. scandens* (*Arsin 19563*). **9.** *S. henryi* (*Q. Lin 956*). The arrow shows fiber-tracheid (ft). **Fig. 10.** *S. plena* (*Z. Liu 53*). The arrow shows fastener-like pits (flp). **Figs. 11, 12.** Radial section of secondary xylem. **11.** *Kadsura induta* (*Q. Lin & L. D. Duan 1008*), showing uniseriate rays. **12.** *Schisandra henryi* (*Q. Lin 956*), showing multiseriate rays.

Scale bar: 1–9, 11, 12, 100 μm; 10, 10 μm.

对每个种随机测量25个导管直径, 求得平均值, 并绘制了散点图(如图32)。

2.2.5　纹孔排列和纹孔大小　在五味子科中, 导管侧壁上的纹孔为卵圆形或圆形, 直径在7 μm左右(图19), 在整个科中都没有太大的偏差。由于导管单生, 所以很难看到导管间的纹孔。导管侧壁、导管与管胞及导管与射线细胞之间的纹孔能在显微镜下很清楚地观察到, 这些纹孔呈梯形、过渡型(图15)、对生和互列式排列, 且以互列式出现的频率最高(图19), 它们在大小和形状上较一致, 无明显的种间差异, 且多为具缘纹孔(图18, 23), 部分种有变形的纹孔(图26, 27)。

2.2.6　螺纹加厚　螺纹加厚在五味子科中较为常见, 在我们的研究中, 包括分布在温带和亚热带地区的南五味子、五味子和铁箍散, 以及分布在热带的大叶南五味子和南洋南五味子(图16), 其导管壁上都有螺纹状的次生加厚。

2.2.7　导管二态　藤本植物常具有两种直径明显不同的导管分子(Carlquist, 1985), 或宽或窄, 称为导管二态。在五味子科中, 除大叶南五味子、南洋南五味子、柄果南五味子、五味子和翼梗五味子外, 其余种都有此现象存在。

2.3　无穿孔板管状分子

2.3.1　管胞　五味子科具有真正的管胞, 它占据了次生木质部的大部分区域。管胞壁上有1–3列互生的圆形纹孔, 纹孔口窄椭圆形(图30)。管胞的长度443.8 μm (五味子)–996 μm (大叶南五味子); 管胞直径9.0–34.0 μm。

2.3.2　纤维管胞　胞壁纹孔为具缘纹孔, 纹孔缘明显; 具内含(图10, 19)至外展纹孔口, 偶具交叉纹孔口。在南五味子属中纤维管胞长达1.7 mm, 在五味子属中长不足1 mm (图9)。

2.3.3　纤维　纤维壁上有略微具缘或明显具缘的纹孔, 并且具缘纹孔腔直径小于3 μm, 这在五味子科中较为一致(图31)。

2.3.4　分隔纤维　在纤维次生壁形成后, 纤维横隔片可能会出现, 这些隔片很薄且不会向相邻纤维的管腔延伸。在五味子科中, 黑老虎(图21)、毛南五味子、南五味子、南洋南五味子、五味子、重瓣五味子、铁箍散和二色五味子发现有分隔纤维。分隔纤维隔片的数量具有分类学价值(Van Vliet, 1976)。

2.4　薄壁组织

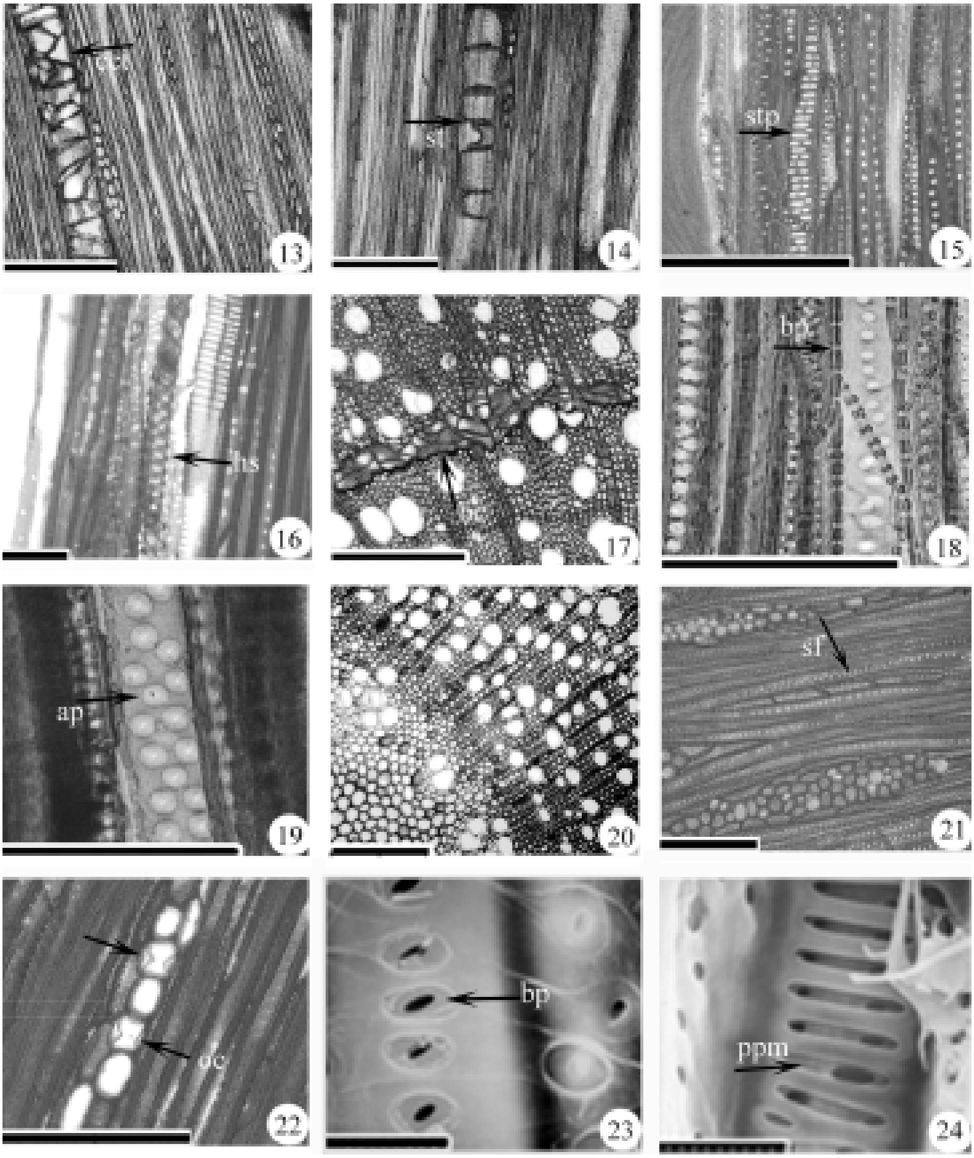
在五味子科中, 薄壁组织基本上是散生且离轴分布。薄壁组织在大多数种中都很丰富, 而在大叶南五味子、南洋南五味子、柄果南五味子和二色五味子中则较为稀疏。束状薄壁组织偶尔在南五味子中出现, 此外, 在南五味子属的部分种中含有2–4层细胞厚的傍管薄壁组织, 而在五味子属中导管周围常只具有一层薄壁细胞环绕。

2.5　射线

2.5.1　射线类型　五味子科植物的射线是多列和单列同时存在的混合射线, 属异型I射线(Kribs, 1935), 且两种类型的射线在不同种植物中存在的比例有差异, 例如, 柄果南五味子、翼梗五味子(图9)和东亚五味子都以多列射线为主, 且所占比例分别达到86.7%、83.3%和70.0%, 而在重瓣五味子中则以单列射线为主, 比例占72.2%; 在其他种中, 多列和单列射线比例近乎相等。

2.5.2　射线宽度、射线细胞构成和鞘细胞　该科射线1–4个细胞宽, 最大高度可达30个细胞的高度。单列射线全部由竖直细胞构成, 多列射线中较宽的区域由2–4列平卧矩形细胞

构成(图11, 12)。多列射线两端无单列细胞构成的翼，或有极长的翼。南五味子属植物的多列射线都具有直立的鞘状细胞(图7, 8)，而五味子属则无鞘状细胞(图9)。南五味子属中多列射线的平均高度达1061.6 μm，比五味子属(802.7 μm)要高，且毛南五味子具有在五味子科中最高的射线(1410 μm)。在五味子科中，有时同一射线内常出现2–4次多列部分，看似由单列射线将多个多列射线连接起来，这种现象称并合射线(Carlquist, 2001b)，除大叶南五味子、南洋南五味子、柄果南五味子、铁箍散和重瓣五味子以外，其他种均有并合射线存在。



2.5.3　射线密度　射线密度可通过计数沿射线轴的径切面上单位面积内射线数目来计算, 南五味子、南洋南五味子、翼梗五味子和重瓣五味子都有相对较大的射线密度。

2.5.4　侵填体与晶体　侵填体是与导管相邻的射线和薄壁组织细胞通过导管壁上的纹孔向导管内腔生长, 致使导管腔部分或全部被堵塞而形成的结构(Carlquist, 2001b)。在五味子科中, 异形南五味子、南五味子(图13)、南洋南五味子、大花五味子、铁箍散和毛叶五味子都有这种结构。五味子科中所有种都具有含晶体的厚壁细胞分子、油细胞或沉淀物。在纤维管胞外壁上可明显看到无规则排列的矩形、菱形或多边形的晶体颗粒(图25); 油细胞经常在射线鞘细胞和射线两端的翼细胞中发现(图22)。五味子科木材所具有的特殊香味与这些结构的存在有关。此外, 与导管相邻的射线或薄壁组织细胞透过导管壁的纹孔过度生长, 还可能形成硬化的纤维素壁(图14), 这种结构的存在与否并无规律可循, 不具有系统学意义。

2.6　皮层和髓部

在髓部的外围, 五味子科大部分种都具有明显的初生木质部导管。在最初形成的次生木质部中导管分布稀疏或无, 因此, 次生木质部最初形成的结构中管胞占了很大一部分。 次生木质部的最内部都具有细长的散生导管、厚壁管胞和多列射线, 它们从真中柱的维管束间和许多介于其间的单列射线间延伸出去(图20)。

综上所述, 结合前人对木材解剖性状演化趋势的评价, 我们对五味子科木材解剖特征进行性状分析, 并令祖征为0, 衍征为1 (表3)。

通过上述木材性状的分析, 我们列出木材解剖性状矩阵(表4), 并应用MVSP3.1统计软件进行聚类分析, 得到对应的UPGMA聚类图(图33–35)。八角科的假地枫皮*Illicium angustisepalum* A. C. Smith被选作五味子科和南五味子属的外类群。

←

图**13–22**　不同切面上的结构特征　**13.** 南五味子(林祁954), 箭示弦切面上的侵填体(cct)。**14.** 铁箍散(林祁, 段林东1016), 箭示硬化的侵填体壁(st)。**15.** 二色五味子(胡启明2786), 箭示导管侧壁梯形到过渡形纹孔(stp)。**16.** 南洋南五味子(Arsin 19563), 箭示导管次生壁上螺纹加厚(hs)。**17.** 翼梗五味子(林祁956), 箭示横切面上的带状胼胝体(bc)。**18.** 毛叶五味子(林祁984), 箭示导管具缘纹孔(bp)。**19.** 毛叶五味子(林祁984), 箭示互生排列的导管侧壁纹孔(ap)。**20.** 黑老虎(刘忠12), 示髓部和木质部。**21.** 黑老虎(刘忠12), 箭示分隔纤维(sf)。**22.** 大叶南五味子(E. F. de Vogel 5501), 箭示射线中的油细胞(oc)。　图**23, 24**　扫描电镜照片。**23.** *S. plena* (Z. Liu 53), 箭示具缘纹孔(bp)。**24.** *S. plena* (Z. Liu 53), 箭示多孔的纹孔膜残存(ppm)。

标尺: 13, 14, 17, 20, 22, 100 μm; 15, 5 μm; 16, 1 μm; 18, 19, 50 μm; 21, 10 μm; 23, 15 μm; 24, 17.6 μm。

Figs. 13–22.　Some features of different sections.　**13.** *Kadsura japonica* (*Q. Lin 954*). The arrow shows crystal-containing tyloses (cct) in tangential section. **14.** *Schisandra propinqua* (*Q. Lin & L. D. Duan 1016*). The arrow shows prominently sclerosed tyloses (st). **15.** *S. repanda* (*Q. M. Hu 2786*). The arrow shows scalariform to transitional type of lateral wall pitting (stp) of vessel from tangential section. **16.** *K. scandens* (*Arsin 19563*). The arrow shows helical sculpture (hs) on vessel walls. **17.** *S. henryi* (*Q. Lin 956*). The arrow shows band-shaped callus (bc) tissue in transverse section. **18.** *S. pubescens* (*Q. Lin 984*). The arrow shows the bordered pit (bp) in vessels. **19.** *S. pubescens* (*Q. Lin 984*). The arrow shows the alternate lateral wall pitting (ap) of vessels from tangential section. **20.** *K. coccinea* (*Z. Liu 12*), showing the inner zones of unmodified secondary xylem. **21.** *K. coccinea* (*Z. Liu 12*). The arrow shows libriform fibers septate (sf) in tangential section. **22.** *K. marmorata* (*E. F. de Vogel 5501*). The arrow shows oil cells in rays.　**Figs. 23, 24.**　Photos under the scanning electronic microscope.　**23.** *S. plena* (*Z. Liu 53*). The arrow shows bordered pit (bp) in vessels. **24**. *S. plena* (*Z. Liu 53*). The arrow shows the porose pit membrane remnants.

Scale bar: 13, 14, 17, 20, 22, 100 μm; 15, 5 μm; 16, 1 μm; 18, 19, 50 μm; 21, 10 μm; 23, 15 μm; 24, 17.6 μm.

3 讨论

3.1 种上系统学关系

从散点图(图32)上可以看出，南五味子属植物木材中的导管直径总体上比五味子属宽；在南五味子属中，柄果南五味子、南洋南五味子和大叶南五味子的导管直径明显大

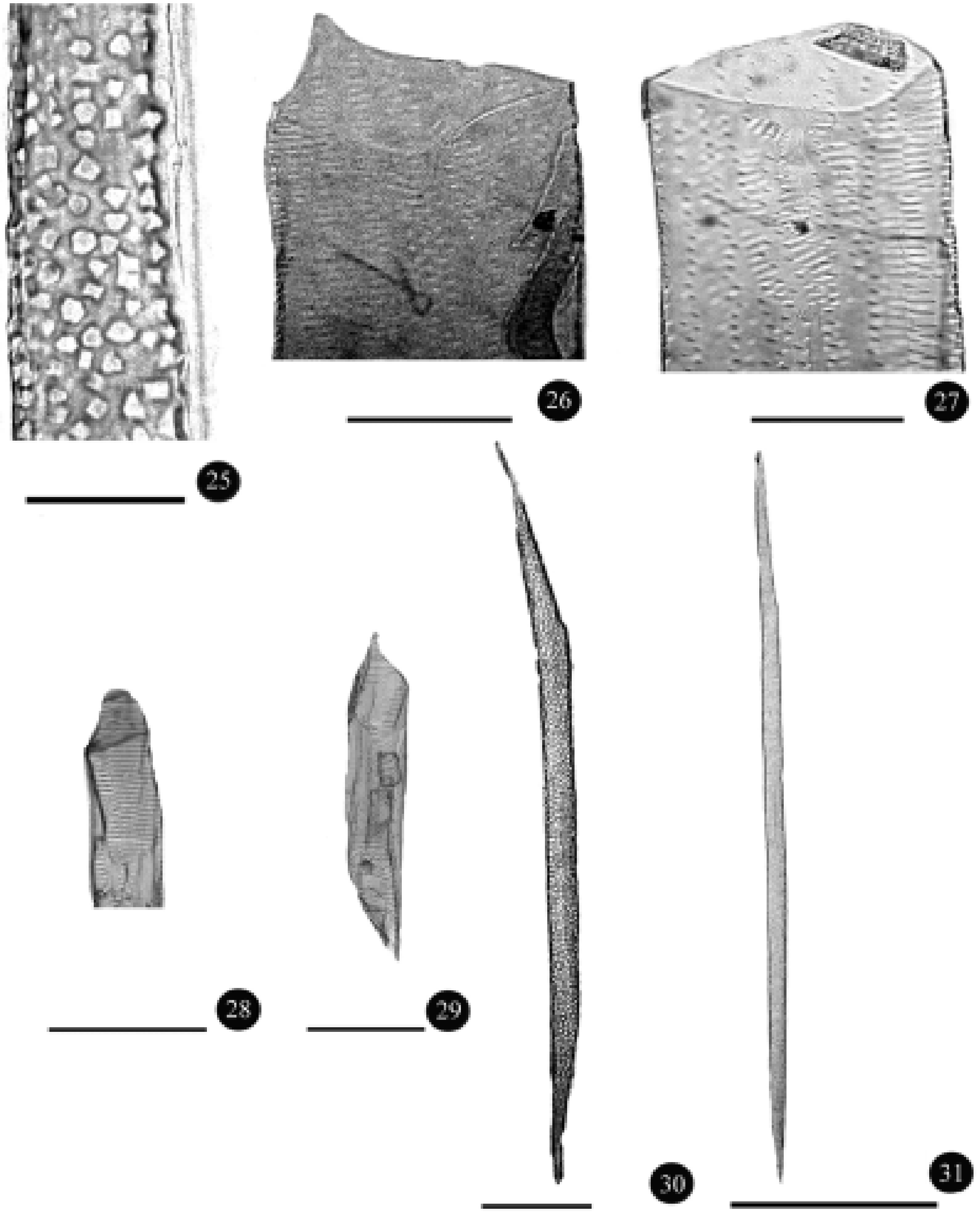


表3　木材性状选取及编码

Table 3　Wood characters, their states and code numbers used in data matrix

序号 No.	性状 Character	性状状态及其编码 Character states and their code numbers
1	导管单生或聚生 pore arrangements	单生 solitary (0); 聚生 cluster (1)
2	导管形态 morphology of vessel elements	细长 slim (0); 粗短 thick (1)
3	导管长度 length of vessel elements	> 500 μm (0); < 500 μm (1)
4	导管直径 diameter of vessel elements	*50–100 μm (0); 100–200 μm (1)
5	导管密度 density of vessels	**> 100/mm^2 (0); 40–100/mm^2 (1)
6	导管横切面形状 transverse section of vessels	多边形 angular (0); 圆形或椭圆形 circular or oval (1)
7	导管分子管壁螺纹加厚 helical thickenings	无 absent (0); 有 present (1)
8	导管穿孔板类型 perforation plates	梯状 scalariform (0); 过渡类型 transitional (1); 单穿孔 single (2)
9	管胞长度 length of tracheids	*700–1000 μm (0); 500–700 μm (1); < 500 μm (2)
10	管胞直径 diameter of tracheids	< 15 μm (0); > 15 μm (1)
11	管胞侧壁纹孔类型 pits of tracheids	梯状 scalariform (0); 过渡型 transitional (1); 互生型 alternate (2)
12	分隔纤维 septate fiber	***无 absent (0); 有 present (1)
13	并合射线 interconnected rays	无 absent (0); 有 present (1)
14	射线类型 ray type	异型射线II heterogeneous type II (0); 异型射线I heterogeneous type I (1)
15	射线鞘细胞 sheath cells of ray	无 absent (0); 有 present (1)
16	射线高 height of ray	**> 1000 μm (0); < 1000 μm (1)

*根据IAWA Committee (1939)的标准; **根据IAWA Committee (1989)的标准; ***根据Tippo (1938)的标准。

* According to IAWA Committee (1939); ** According to IAWA Committee (1989); *** According to Tippo (1938).

于该属其他种; 在五味子属中二色五味子中导管的直径要比其他种大得多。根据Carlquist (2001b)的观点, 导管有从细长到粗短的演化趋势, 由此推测, 南五味子属木材导管的演化水平比五味子属高; 在南五味子属内, 南洋南五味子组木材导管的演化水平比南五味子组高; 在五味子属内, 五味子组木材导管的演化水平比其他组高。

Stover (1950)认为散孔材比环孔材原始; Metcalfe和Chalk (1950)认为环孔材的形成是一种生态现象, 它与寒冷的冬季或干湿季节交替有关, 因此无进化意义; Frost (1930)和Gilbert (1940)发现环孔材的存在与许多特化的结构具有相关性, 因而认为环孔材的出现或引起环孔材出现的因素可能促进了木材结构的特化, 进而认为环孔材为较特化的性状。五味子属均为环孔材, 而在南五味子属中, 大多数种为环孔材, 仅南洋南五味子组种类为散孔材。由此推测, 全部种具有环孔材的五味子属比南五味子进化; 在南五味子属

←

图 **25–31**　木材离析照片　**25.** 二色五味子(胡启明 2786), 示纤维状管胞侧壁上的晶体颗粒。**26.** 二色五味子(祁承经 6289), 示导管单穿孔板和端部的短尾。**27.** 二色五味子(胡启明 2786), 示单穿孔板导管和导管侧壁上梯形、过渡形、对生形、互生形和变形纹孔。**28.** 重瓣五味子(刘忠 53), 示导管梯状穿孔板。**29.** 大花五味子(林祁 983), 示窄导管和梯形穿孔板向单穿孔板过渡的类型。**30.** 东亚五味子(林祁 975), 示侧壁上含晶体的纤维状管胞。**31.** 东亚五味子(林祁 955), 示纤维。

标尺: 25, 10 μm; 26, 27, 50 μm; 28–31, 100 μm.

Figs. 25–31.　Maceration of wood.　**25**. *Schisandra repanda* (*C. M. Hu 2786*), showing crystal-bearing sclerenchymatous element on lateral walls of tracheids. **26**. *S. repanda* (*C. J. Qi 6289*), showing simple perforations plate and short tail at the end of vessel. **27**. *S. repanda* (*C. M. Hu 2786*), showing simple perforations plate and scalariform, transitional, opposite or alternate pit arranged on vessel walls. **28**. *S. plena* (*Z. Liu 53*), showing scalariform perforation plates at the end of vessel. **29**. *S. grandiflora* (*Q. Lin 983*), showing narrow vessels and scalariform transitional to single perforations plate at the end of vessel. **30.** *S. elongata* (*Q. Lin 975*), showing fiber-tracheid with crystal-bearing sclerenchymatous element on lateral walls. **31.** *S. elongata* (*Q. Lin 955*), showing fibers.

Scale bar: 25, 10 μm; 26, 27, 50 μm; 28–31, 100 μm.

表**4** 木材解剖性状矩阵

Table 4 Wood anatomic data matrix for UPGMA

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16
黑老虎 *Kadsura coccinea*	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
异形南五味子 *K. heteroclita*	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1
毛南五味子 *K. induta*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0
南五味子 *K. japonica*	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
大叶南五味子 *K. marmorata*	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
南洋南五味子 *K. scandens*	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0
柄果南五味子 *K. verrucosa*	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0
五味子 *Schisandra chinensis*	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1
东亚五味子 *S. elongata*	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
大花五味子 *S. grandiflora*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
异梗五味子 *S. henryi*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
重瓣五味子 *S. plena*	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
铁箍散 *S. propinqua*	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
毛叶五味子 *S. pubescens*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
二色五味子 *S. repanda*	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
假地枫皮 *Illicium angustisepalum*	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0

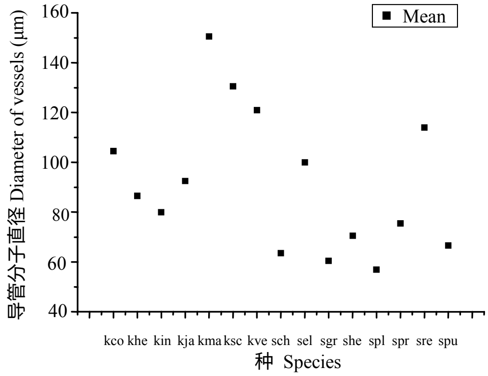


图**32** 木材导管直径散点图

Fig. 32. Scattered-plot based on diameter of vessel. kco, *Kadsura coccinea*; khe, *K. heteroclita*; kin, *K. induta*; kja, *K. japonica*; kma, *K. marmorata*; ksc, *K. scandens*; kve, *K. verrucosa*; sch, *S. chinensis*; sel, *S. elongata*; sgr, *S. grandiflora*; she, *S. henryi*; spl, *S. plena*; spr, *S. propinqua*; sre, *S. repanda*; spu, *S. pubescens*.

中，南洋南五味子组木材的演化水平较低。这与根据导管直径差异得出的结论正好相反，由此可见，性状进化水平异等级(heterobathmy)现象的存在，使五味子科呈现出不同进化水平性状的镶嵌组合。

根据木材解剖性状得到的五味子属UPGMA聚类树(图34)，可以看出，两个具常绿习性的种(铁箍散和重瓣五味子)与其他落叶种类明显地分成了两支，这与种子形态学(杨志荣等, 2002)、叶表皮解剖学(Yang & Lin, 2005)和分子系统学(刘忠等, 2000)的结论一致。此外，五味子属的二色五味子和南五味子属的黑老虎聚在了一起，这与前人(刘忠等, 2000; Hao et al., 2001; Denk & Oh, 2005; Liu et al., 2006; Wang et al., 2006)通过分子实验得出的结论相同，表明二色五味子系统位置的特殊性还需给出更合理的解释。

在五味子科UPGMA聚类树上(图35)可以看出，五味子科是一个较自然的类群，但五味子属中的二色五味子以及两个常绿习性的种铁箍散和重瓣五味子始终与南五味子属聚在一起，这表明在木材解剖性状上，五味子属和南五味子属之间相互交叉和重叠，关系密切，不能分为两个自然的类群。

将五味子科与八角科木材解剖特征列表(表5)比较可以看出，五味子科与八角科木材解剖特征方面有很大的相似性，表明二者亲缘关系很近，综合内、外部形态结构特征，不支持刘玉壶(2002a, b)将五味子科从八角目中分出成立五味子目的观点。

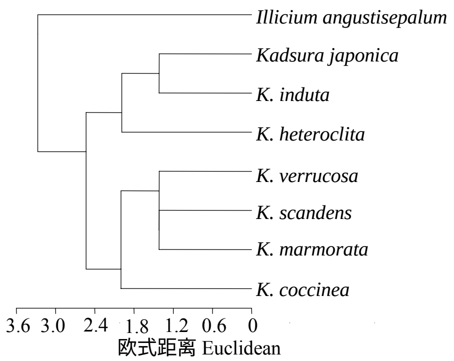


图**33**　南五味子属的UPGMA聚类树

Fig. 33.　A UPGMA dendrogram using 16 wood anatomic characters for *Kadsura*.

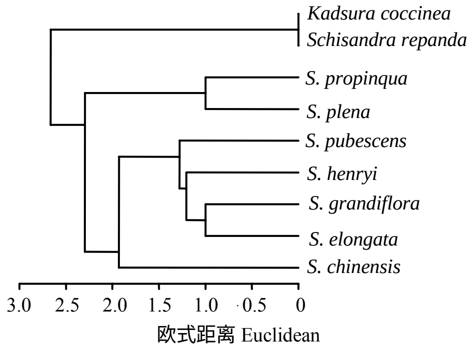


图**34**　五味子属的UPGMA聚类树

Fig. 34.　A UPGMA dendrogram using 16 wood anatomic characters for *Schisandra*.

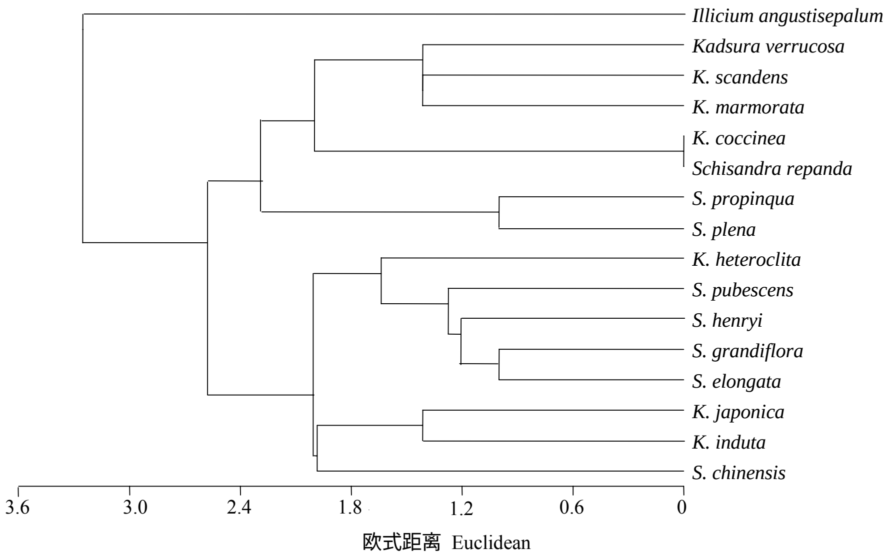


图 **35**　五味子科的 UPGMA 聚类树

Fig. 35.　A UPGMA dendrogram using 16 wood anatomic characters for Schisandraceae.

3.2　种间分类学问题

R. Geesink 9001号材料取自于*Kadsura acsmithii* R. M. K. Saunders的副模式标本上所附木材，将它的木材解剖结构特征与Saunders (1998)和林祁(2002)都鉴定为柄果南五味子的W. Meijer 7311号材料和J. A. Lörzing 4800号材料的木材解剖特征比较，没有区别。因此，从木材解剖特征上支持林祁(2002)将*K. acsmithii*作为柄果南五味子的异名。

刘忠12号木材标本采自云南西双版纳地区，该地区的标本曾被刘玉壶(1996)认为是*Kadsura ananosma* Kerr。我们将它的木材解剖结构特征与采自广东龙门县、广西金秀县、湖南长沙市和桑植县的黑老虎木材解剖结构特征比较，没有差别。因此，从木材解剖特征上支持Saunders (1998)将*K. ananosma*归并入黑老虎的分类学处理。

表5 五味子科与八角科木材特征比较表

Table 5 Comparison of wood structure between Schisandraceae and Illiciaceae

性状 Characters	五味子科 Schisandraceae	八角科 Illiciaceae
初生木质部中柱类型 Stele type of primary xylem	假管状中柱和真中柱 peseudo-siphonostele, eustele	假管状中柱 peseudo-siphonostel
韧皮部分泌细胞 Secret cells in phloem	有 presence	有 presence
射线内分泌细胞 Secret cells in rays	有 presence	有 presence
导管排列方式 Porocity	绝大多数为环孔材，少数散孔材 ring porous or diffuse porous wood	散孔材 diffuse porous wood
导管单生或聚生 Pore arrangements	单生 solitary	单生solitary
导管长度 Length of vessel elements (μm)	361– 755	1034–1702 (Carlquist, 1982)
导管直径 Diameter of vessel elements (μm)	50–155	40–80 (Carlquist, 1982)
导管壁厚度 Thickness of vessel wall (μm)	2–3	1–3
导管壁螺纹加厚 Helical thickenings	有 presence	有 presence
导管横切面形状 Transverse section of vessels	圆形或椭圆形 circular or oval	多角形 angled
穿孔板类型 Type of perforation plates	单穿孔或梯状穿孔板或二者的过渡类型 simple, scalariform or transitional type	梯状穿孔板 scalariform type
多孔的纹孔膜残迹 Remains of bordered pits	有 presence	有 presence
导管-射线间纹孔 Pits between vessels and rays	梯状纹孔或互生纹孔或二者过渡 scalariform, alternate or transitional type	梯状纹孔或对生纹孔或二者过渡 scalariform, opposite or transitional type
纹孔是否具缘 Pits	具缘 Bordered	具缘 Bordered
管胞长度 Length of tracheids (μm)	443–1000	1309–2109 (Carlquist, 1982)
管胞宽度 Diameter of tracheids (μm)	9–34	10–19
管胞和导管长度比 Ratio of tracheids/vessels	1.10–1.74	1.15–1.75 (Carlquist, 1982)
薄壁组织 Axial parenchyma	散生或傍管 diffuse and paratracheal	散生或傍管 diffuse and paratracheal
射线类型 Ray type	多列或单列混生(异形I) multiseriate and uniseriate (heterogeneous type I)	多列或单列混生(异形II型，偶至I型) multiseriate and uniseriate (heterogeneous type II, few heterogeneous type I)
并合射线 Inconnected rays	有 presence	有 presence
射线鞘细胞 Sheath cells	有或无 presence or absence	无 absence

3.3 扩散迁移途径

在南五味子属UPGMA聚类树上(图33)可以看出，南五味子属与八角属的假地枫皮明显分为两支，说明南五味子属与八角属为两个自然类群；南五味子属的种类亦分为两支，黑老虎与3个热带分布种聚为一支，另3个亚热带分布种聚为另一支。根据林祁等(2005)报道，黑老虎在印度尼西亚、泰国、老挝、越南等热带地区和中国的亚热带地区均有分布，表明黑老虎、大叶南五味子、南洋南五味子、柄果南五味子的木材解剖特征与它们的热带地理分布特性有一定的相关性，虽然黑老虎取材于云南西双版纳热带雨林，以及广东龙门县、广西金秀县、湖南长沙市和桑植县的亚热带地区，但各地的木材解剖特征却显示与典型热带分布种相似，由此，亦可推测黑老虎在亚热带地区分布的居群是从热带地区扩散而来。

3.4 环境指示作用

有些种木材横切面上，如翼梗五味子，可以发现在靠近形成层的部位有带状胼胝层

(图17)出现，这种结构是由于遇到恶劣的气候条件(寒冷或干燥气候)，木材形成层受到损伤，靠近形成层的薄壁组织细胞大量增生而形成的。当形成层正常的分裂特性恢复时，这些髓斑层就逐渐被周围正常发育的木质结构所包围。髓斑层的大小在一定程度上反映了形成层所受损伤程度的大小，间接反映了外界气候条件的变化，从而对当地的历史气候变化有一定指示作用。

致谢 中国科学院植物研究所林金星研究员在木材制片中给予技术指导，CSFI、IBSC、K、L和PE标本馆提供部分实验材料，特此致谢。

参 考 文 献

APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141: 399–436.

Bailey I W, Nast C G. 1948. Morphology and relationship of *Illicium*, *Schisandra* and *Kadsura*. I. Stem and Leaf. Journal of the Arnold Arboretum 29: 77–89.

Canright J E. 1955. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae－IV. Wood and nodal anatomy. Journal of the Arnold Arboretum 36 : 119–140.

Carlquist S. 1982. Wood anatomy of *Illicium* (Illiciaceae): phylogenetic, ecological, and functional interpretation. American Journal of Botany 69: 1587–1598.

Carlquist S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. Aliso 11: 139–157.

Carlquist S. 1999. Wood and bark anatomy of Schisandraceae: implications for phylogeny, habit, and vessel evolution. Aliso 18 : 45–55.

Carlquist S. 2001a. Observations on the vegetative anatomy of Austrobaileya: habit, organographic and phylogenetic conclusions. Botanical Journal of the Linnean Society 135: 1–11.

Carlquist S. 2001b. Comparative Wood Anatomy. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag. 212.

Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press.

Denk T, Oh I C. 2005. Phylogeny of Schisandraceae based on morphological data: evidence from modern plants and the fossil record. Plant Systematics and Evolution 256: 113–145.

Fritsch F E. 1903. The use of anatomical characters for systematic purposes. New Phytologist 2: 177–184.

Frost F H. 1930. Specialization in secondary xylem of dicotyledons: I, Origin of vessel. Botanical Gazette 89: 67–94.

Garratt G A. 1933. Bearing of wood anatomy on the relationships of the Myristicaceae. Tropical Woods 36: 20–44.

Gilbert S G. 1940. Evolutionary significance of ring porosity in woody angiosperms. Botanical Gazette 102: 105–120.

Hao G, Chye M L, Saunders R M K. 2001. A phylogenetic analysis of the Schisandraceae based on morphology and nuclear ribosomal ITS. Botanical Journal of the Linnean Society 135: 401–411.

Hu H-H (胡先骕). 1950. A polyphyletic system of classification of angiosperms. Science Record (中国科学) 3: 221–230.

IAWA Committee. 1937. Standard terms of length of vessel members and wood fibers. Tropical Woods 51: 21.

IAWA Committee. 1939. Standard terms of size for vessel diameter and ray width. Tropical Woods 59: 51–52.

IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin New Series 10: 219–332.

Jalan S. 1968. Contribution to the nodal structures of *Schisandra* Michaux. Botanische Jahrbucher 88: 311–316.

Kribs D A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. Botanical Gazette 96: 547–557.

Law Y-W (刘玉壶). 1996. Trib. Schisandreae DC. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 30 (1): 231–269.

Law Y-H (刘玉壶). 2002a. Systematics and evolution of the family Schisandraceae. I. Foundation of Schisandrales and system of *Kadsura*. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni (中山大学学报自然科学版) 41: 77–82.

Law Y-H (刘玉壶). 2002b. Systematics and evolution of the family Schisandraceae. II. System of *Schisandra* and evolution of Schisandrales. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni (中山大学学报自然科学版) 41: 67–72.

Leitch I J, Hanson L. 2002. DNA C–values in seven families fill phylogenetic gaps in the basal angiosperms. Botanical Journal of the Linnean Society 140: 175–179.

Lin J-X (林金星). 1993. Notes on the improvements of wood–sectioning techniques. Chinese Bulletion of Botany (植物学通报) 10: 61–64.

Lin Q (林祁). 2000. Taxonomic notes on the genus *Schisandra* Michx. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 532–550.

Lin Q (林祁). 2002. Taxonomic notes on some species of *Kadsura* (Schisandraceae). Bulletin of Botanical Research (植物研究) 22: 399–411.

Lin Q (林祁)，Duan L-D (段林东)，Yao B-F (姚炳矾). 2005. Notes on three species of the genus *Kadsura* Juss. (Schisandraceae). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 43: 567–570.

Lin Q (林祁), Yang Z-R (杨志荣). 2007. A preliminary revision of taxonomic system of *Schisandra* (Schisandraceae). Bulletin of Botanical Research (植物研究) 27: 6–15.

Liu Z, Hao G, Luo Y-B, Thien L B, Rosso S W, Lu A M, Chen Z D. 2006. Phylogeny and androecial evolution in Schisandraceae, inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trn*L-F regions. International Journal of Plant Sciences 167: 539–550.

Liu Z (刘忠)，Wang X-Q (汪小全), Chen Z-D (陈之端)，Lin Q (林祁)，Lu A-M (路安民). 2000. The phylogeny of Schisandraceae inferred from sequence analysis of the nrDNA ITS region. Acta Botanica Sinica (植物学报) 42: 758–761.

McLaughlin R P. 1933. Systematic anatomy of the woods of the Magnoliales. Tropical Woods 34: 3–39.

Metcalfe C R, Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press.

Metcalfe C R. 1987. Magnoliales, Illiciales, and Laurales. In: Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press. 3: 83–85.

Qiu Y L, Lee J, Bernasconi–Quadroni F, Soltis D E, Soltis P S, Zanis M, Zimmer E A, Chen Z D, Savolainen V, Chase M W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature 402: 404–407.

Saunders R M K. 1998. Monograph of *Kadsura* (Schisandraceae). Systematic Botany Monographs 54: 1–106.

Soh W Y, Park S J. 1985. Systematic studies on some Korean woody plants: comparative wood anatomy of Magnoliaceae, Winteraceae and Schisandraceae. Korean Journal of Botany 28: 271–284.

Stover E L. 1951. An Introduction to the Anatomy of Seed Plants. Boston: Heath.

Tippo O. 1938. Comparative anatomy of Moraceae and their presumed allies. Botanical Gazette 100: 1–99.

Van Vliet G J C M. 1976. Wood anatomy of Rhizophoraceae. In: Baas P, Bolton J, Catling D M eds. Wood Structure in Biological and Technological Research. Leiden Bot. Series 3. Leiden: Leiden University Press. 20–75.

Wang Y H, Zhang S Z, Gao J P, Chen D F. 2006. Phylogeny of the Schisandraceae based on cpDNA *mat*K and rpL16 intron data. Chemistry & Biodiversity 3: 359–369.

Yang Z-R (杨志荣), Lin Q (林祁)，Liu C-J (刘长江)，Zhao J-C (赵建成). 2002. Seed morphology of the genus *Schisandra* and its taxonomy significance. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) 24: 627–637.

Yang Z-R, Lin Q. 2005. Comparative morphology of the leaf epidermis in *Schisandra* (Schisandraceae). Botanical Journal of the Linnean Society 148: 39–56.